Труды Зоологического института РАН
Том 319, № 3, 2015, с. 428–440

УДК 599.365(591.478)

СТРОЕНИЕ ВОЛОСЯНОГО ПОКРОВА БОЛЬШЕУХОЙ ГИМНУРЫ (*OTOHYLOMYS MEGALOTIS*)

О.Ф. Чернова[1]*, В.Ф. Куликов[1] и А.В. Абрамов[2]

[1]*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский пр. 33, 119071 Москва, Россия; e-mail: chernova@sevin.ru; kulikov@sevin.ru*

[2]*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: a.abramov@mail.ru*

РЕЗЮМЕ

Слабая степень дифференциации волосяного покрова и микроструктура волос и вибрисс *Otohylomys megalotis* сходны с таковыми у *Hylomys suillus* и *Neotetracus sinensis*: имеются копьевидные направляющие и зигзагообразные ости трех порядков, пуховые волосы отсутствуют. У *O. megalotis*: 1) волосы длиннее, чем у других гимнур; 2) тонкие извитые основания волос смыкаются, способствуя формированию слоя воздуха у поверхности кожи, улучшающего термоизоляционные свойства волосяного покрова при отсутствии пуховых волос; 3) прочность в истонченных участках стержня волоса (в его основании и перегибах) обеспечивается за счет утолщения чешуек кутикулы, особенностей соединения кутикулы и коры и крестообразного расположения дисков сердцевины в этих местах; 4) шишковидная кутикула основания волоса характерна для всех трех видов гимнур и напоминает таковую у других насекомоядных, а также некоторых видов сумчатых и хищных, что, возможно, отражает сходные адаптации волосяного покрова к условиям обитания; 5) открытая впервые специализированная пирамидальная сердцевина вибрисс придает жесткость стержню, необходимую для эффективной передачи механических импульсов нервным клеткам вибриссной сумки и функционирования вибриссного аппарата как тактильного органа чувств; 6) удлиненный хоботок с хорошо развитыми носовыми вибриссами, а также другие длинные вибриссы морды, шеи, предплечья и запястья могут служить для более эффективного ориентирования *O. megalotis* в сложном рельефе карстовых местообитаний.

Ключевые слова: большеухая гимнура, вибриссы, волосы, микроструктура, СЭМ, топография

THE HAIR STRUCTURE OF THE LONG-EARED GYMNURE (*OTOHYLOMYS MEGALOTIS*)

O.F. Chernova[1]*, V.F. Kulikov[1] and A.V. Abramov[2]

[1]*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Leninskiy Pr. 33, 119071 Moscow, Russia; e-mail: chernova@sevin.ru; kulikov@sevin.ru*

[2]*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: a.abramov@mail.ru*

ABSTRACT

Weak degree of hair differentiation and microstructure of hair and whiskers of *Otohylomys megalotis* are similar to those in *Hylomys suillus* and *Neotetracus sinensis*: there are spear-shaped lead hairs and zigzag guard hairs of three orders, downy hairs are missing. In *O. megalotis*: 1) hairs are longer than those of other gymnures; 2) thin convoluted hair bases bound up contributing to the formation of the inert layer of air near the surface of the skin, improves the thermal insulation properties of hair in the absence of downy hairs; 3) strength in thinnest areas of the shaft (at

**Автор-корреспондент / Corresponding author*

its base and excesses) is provided by thickening of its cuticular scales, the special interconnection between cuticle and cortex, and cruciform layout of medulla discs in these places; 4) the pineal cuticular ornament of hair bases is characteristic of all three species of gymnures and resembles that of other insectivores, as well as of some marsupials and carnivores that reflects similar hair adaptations to the habitats; 5) for the first time discovered specialized pyramidal medulla of vibrissae, stiffening a shaft that is necessary for effective transfer of mechanical impulses to nerve cells of vibrissae follicle and functioning of whiskers as a tactile organ; 6) a long proboscis with well-developed nasal vibrissae and also numerous long whiskers on muzzle, neck, wrists and forearms are important and effective for the *O. megalotis* orientation in complex terrain karst habitats.

Key words: long-eared gymnure, vibrissae, hair, microstructure, SEM, topography

ВВЕДЕНИЕ

Большеухая гимнура (*Hylomys megalotis* Jenkins et Robinson, 2002) была описана из провинции Кхаммуан в центральном Лаосе (Jenkins and Robinson 2002). Этот своеобразный вид отличается от остальных мелких гимнур (*Neotetracus* Trouessart, 1909; *Hylomys* Müller, 1840; *Neohylomys* Shaw et Wong, 1959) относительно крупными ушами и более длинными хвостом и хоботком (Рис. 1). Результаты анализа митохондриальных и ядерных генов указывают на резко обособленное положение *H. megalotis* не только в роде *Hylomys*, но и среди всех других гимнур, что позволило предположить родовой статус большеухой гимнуры (Банникова и др. [Bannikova et al.] 2011) и обозначить этот род как *Otohylomys* Bannikova et al., 2014, выделив его в отдельную трибу Otohylomyini в составе семейства Galericidae (Bannikova et al. 2014).

Данные об экологии большеухой гимнуры отсутствуют. Вид известен только из типовой точки в центральном Лаосе. Все зверьки добыты в известняковых карстовых холмогорьях, покрытых кустарниками и мелкоствольным лесом. Из этих же карстовых районов Лаоса были описаны и другие эндемичные реликтовые млекопитающие – *Laonastes aenigmamus* Jenkins et al., 2005 и *Saxatilomys paulinae* Musser et al., 2005 (Jenkins et al. 2005; Musser et al. 2005). По мнению Дженкинс и Робинсона (Jenkins and Robinson 2002) именно с обитанием в карстовом рельефе связаны такие морфологические особенности большеухой гимнуры, как относительно широкие передние лапы с удлиненными когтями, относительно длинный хвост и уплощенная черепная коробка. Все это улучшает возможности передвижения в сложных условиях с множеством вертикальных поверхностей и расщелин между камнями.

Сведения о морфологии волосяного покрова большеухой гимнуры до сих пор отсутствовали, поэтому цель нашей работы – восполнить этот пробел, а поскольку ранее нами был описан волосяной покров других видов гимнур (Чернова и др. [Chernova et al.] 2012) – то и провести сравнительно-морфологический анализ. Оригинальное описание волосяного покрова и вибриссного аппарата редкого экзотического вида – большеухой гимнуры – вносит элемент научной новизны в наше исследование.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы пробы волос с загривка и брюха, а также вибриссы шести взрослых особей (3 самцов и 3 самок, спиртовой материал) большеухой гимнуры (*Otohylomys megalotis* Bannikova et al., 2014) из коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург (ЗИН): 1) самец (ЗИН 99504), ad, L – 128 мм; C – 98 мм; PL – 21 мм; Au – 21 мм; 2) самка (ЗИН 99503), ad, промеры соответственно: 128, 94, 24 и 21 мм; 3) самец (ЗИН 99498), ad, – 127, 96, 24 и 22 мм; 4) самка (ЗИН 99500), ad, – 117, 85, 21 и 20 мм; 5) самец (ЗИН 99499), ad, – 120, 94, 23, 22 мм; 6) самка (ЗИН 99501), ad, – 128, 94, 22, 21 мм.

Все экземпляры отловлены А.В. Абрамовым и А.Н. Тихоновым (ЗИН) в ноябре 2008 г. в типовом локалитете большеухой гимнуры в провинции Кхаммуан, Центральный Лаос.

Волосы разбирали на категории, измеряли под бинокулярной лупой и в световом микроскопе «Амплback» (VEB Carl Zeiss, Jena) с окулярами ×7 и объективами ×3,2; 6; 10; 20. Проводили измерения (n = 5 для каждой категории волос одной особи) длины, толщины стержня и вычисляли относительную толщину сердцевины (в процентах к толщине стержня).

Рис. 1. Большухая гимнура *Otohylomys megalotis*, самец. Фото А.В. Абрамова.
Fig. 1. The long-eared gymnure *Otohylomys megalotis,* a male. Photo by A.V. Abramov.

Морфологию вибрисс изучали на влажном спиртовом материале под микроскопом МБС-1 с видеокамерой DCM-300. После этого на обеих сторонах головы измеряли длину самых длинных и самых коротких вибрисс в группах вибрисс с точностью до 1 мм. Результаты измерений обсчитывали в программе Statistica 6.0 стандартными методами. Поскольку расположение вибрисс на морде симметрично, оно описано только на ее правой стороне. Достоверных половых различий в топографии и длине вибрисс не обнаружено, поэтому для определения средней длины самых длинных вибрисс усов использован весь массив данных. Средняя длина коротких вибрисс не просчитана, так как точность измерений (±1 мм) сравнима с их длиной.

Микроструктуру волос и вибрисс изучали на тотальных препаратах, трансверсальных и сагиттальных срезах разных участков стержня с использованием оптического микроскопа и сканирующих электронных микроскопов «Jeol 840A» (Япония) и «TESCAN» (Чехия) (СЭМ), и общепринятых методик (Соколов и др. [Sokolov et al.] 1988). Волосы отмывали и обезжиривали в шампуне, затем промывали в дистиллированной воде, проводили по спиртам с возрастающей концентрацией, наклеивали на предметные столики с помощью бесцветного лака. Подготовленные препараты напыляли золотом методом ионного напыления на установке Edwards S-150 A (Великобритания), просматривали и фотографировали при ускоряющем напряжении 15 кВ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дифференциация волосяного покрова. Волосяной покров[1] темно-серый, на ощупь мягкий, без жестких колючек; волосы длинные, на брюшке короче, чем на спине и боках тела. Ярусы и дифференциация волос слабо выражены, а пуховые

[1]На волосах гимнур нами обнаружены многочисленные волосяные клещи, которые относятся к роду *Atopomelus* Trouessart 1918 (Bochkov et al. 2011).

Таблица 1. Морфометрия волос взрослых особей большеухой гимнуры *Otohylomys megalotis**.

Table 1. Morphometry of hairs of adult individuals of the long-eared gymnure *Otohylomys megalotis**.

Пол (Sex)	Число особей (Number of individuals)	Проба: категория волос (Probe: hair categories)	Длина стержня (Length of the shaft), mm, M ± m, *n* = 15–19	Толщина стержня (Width of the shaft), μm, M ± m, *n* = 15	Относительная толщина сердцевины (Width of the medulla of the shaft width), %, Lim
Самцы (Males)	3	Загривок: Направляющие (Withers: Lead hairs)	14.5 ± 0.5	42.4 ± 6.8	30–50
		Ость I (Guard hairs I)	13.4 ± 1.7	31.8 ± 4.5	50–70
		Ость II (Guard hairs II)	10.2 ± 0.9	17.8 ± 3.1	60–80
		Ость Ш (Guard hairs III)	6.9 ± 0.7	11.8 ± 2.1	70–80
		Брюхо: Направляющие (Belly: Lead hairs)	9.2 ± 0.2	39.5 ± 3.1	40–50
		Ость I (Guard hairs I)	9.0 ± 0.4	34.0 ± 1.5	50–70
		Ость II (Guard hairs II)	7.7 ± 0.7	24.5 ± 3.9	70–80
		Ость III (Guard hairs III)	5.5 ± 0.5	11.8 ± 2.1	70–80
Самки (Females)	3	Загривок: Направляющие (Withers: Lead hairs)	13.0 ± 0.5	45.5 ± 0.5	50–60
		Ость I (Guard hairs I)	12.4 ± 0.7	34.0 ± 0.1	60–70
		Ость II (Guard hairs II)	10.0 ± 0.9	17.0 ± 0.5	70–80
		Ость Ш (Guard hairs (III)	7.5 ± 0.5	11.2 ± 0.5	70–80
		Брюхо: Направляющие (Belly: Lead hairs)	9.0 ± 0.5	45.0 ± 0.5	50–60
		Ость I (Guard hairs I)	8.7 ± 0.6	34.0 ± 0.5	60–70
		Ость II (Guard hairs II)	7.2 ± 0.4	23.0 ± 0.1	70–80
		Ость Ш (Guard hairs III)	5.5 ± 0.5	11.2 ± 0.5	70–80

**Примечание:* *n* – количество промеров для каждой категории волос; M ± m – средняя арифметическая простая с ошибкой средней арифметической; Lim – лимиты параметра.

**Note*: *n* – number of measurements for each hair category; M ± m is the arithmetic mean of a simple error arithmetic mean; Lim – limit parameter).

волосы отсутствуют. Волосяной покров в целом сходен на загривке и брюхе. Обнаружены редкие толстые направляющие волосы, которые незначительно длиннее остевых и лишь немного выдаются над общим уровнем волосяного покрова (Табл. 1). Основу волосяного покрова составляют ости первого порядка (далее ость I) и немногочисленные ости второго (ость II) и третьего (ость Ш) порядков, различающиеся по длине, толщине и степени развития сердцевины.

Направляющие волосы сильно пигментированы и имеют ланцетовидную форму, так как стержень расширен в верхней трети (гранна) и заканчивается длинной шиловидной прозрачной вершиной, которая не содержит сердцевины. Основание стержня также не пигментировано и не содержит сердцевины. Оно очень тонкое и длинное со скульптурными и выдающимися за счет выростов коры толстыми чешуйками кутикулы. Выше корня основание волнообразно изогнуто (одна «волна»). В гранне стержень правильной цилиндрической формы без бороздок. Сердцевина развита умеренно (Табл. 1).

Остевые волосы всех размерных порядков имеют сходную конфигурацию. Длинное, тонкое, прозрачное, не содержащее сердцевины основание волнообразно изогнуто, как и у направляющих волос. Выше по стержню в верхней четверти волоса имеется расширение – гранна. Участок стержня перед гранной уплощается, изгибаясь почти под прямым углом, и в этой области содержит хорошо развитую, лестничную, сильно пигментированную сердцевину (Табл. 1). По длине стержень имеет до трех перегибов (зигзагообразный волос, zigzag hair). В местах перегибов стержень очень тонкий, с однорядной сердцевиной обычного строения. Вершина стержня такая же, как у направляющих волос.

Топография и морфология вибрисс. Вибриссы имеются на морде, шее, предплечье и запястье, а на туловище и задних конечностях отсутствуют.

На морде они располагаются по бокам и на хоботке, который у большеухой гимнуры длиннее, чем у малой (*Hylomys suillus* Müller, 1840) и китайской (*Neotetracus sinensis* Trouessart, 1909) гимнур. Он достигает 5 мм длины и напоминает хоботок выхухоли (*Desmana moschata* L.,1758) (Куликов [Kulikov] 2013; Куликов и Рутовская [Kulikov and Rutovskaya] 2013). Носовое зеркало голое и разделено посередине вертикальной ложбинкой. На нем заметна сеть слабо выраженных бороздок.

Вибриссы (*Vibrissae*) морды большеухой гимнуры отличаются от толстых остевых волос своей большей жесткостью, упругостью и длиной. Имеются типичные для млекопитающих группы и ряды вибрисс (Соколов и Куликов [Sokolov and Kulikov] 1976). Однако, как и у исследованных нами малой и китайской гимнур (Куликов [Kulikov] 2011; Чернова и др. [Chernova et al.] 2012), отсутствуют вибриссы брови (*V. superciliares*) и заглазничные вибриссы (*V. postoculares*). Вибриссы морды различаются по длине и расположению (Рис. 2). Их корневые сумки очень крупные и сильно выступают над поверхностью кожи, образуя кожные бугорки у основания более длинных вибрисс – задних в рядах усов (обычно вибриссы *a, b* рядов).

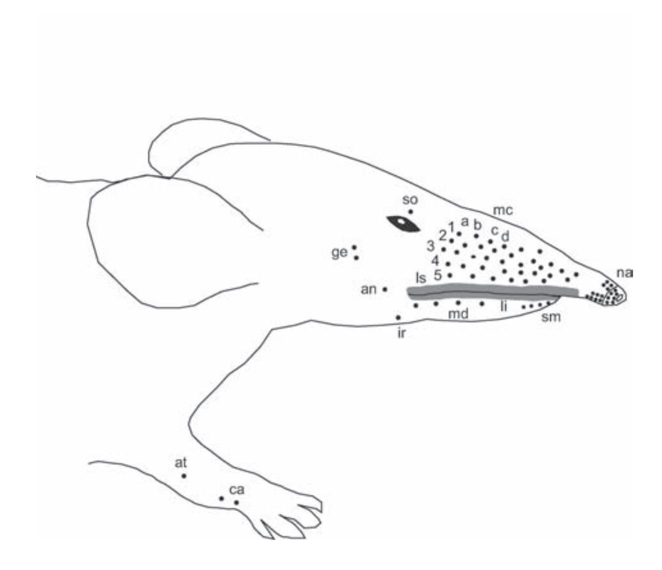

Рис. 2. Топография вибрисс большеухой гимнуры *Otohylomys megalotis*. *Точками* отмечены отдельные вибриссы, *сплошная серая полоса на губах* – верхне- и нижнегубные вибриссы. Обозначения: an – *Vibrissae angulares*; at – *V. antebrachiales*; ca – *V. carpales*; ge – *V. genales*; ir – *V. interramales*; li – *V. labiales inferior;* ls – *V. labiales superior;* mc – *V. mystaciales*; md – *V. mandibulares;* na – *V. nasales*; sm – *V. submentales*; so – *V. supraorbitales*. *1, 2, 3, 4, 5* – нумерация продольных рядов вибрисс усов; *a, b, c, d* – порядок расположения вибрисс в ряду.

Fig. 2. Topography of the vibrissae of long-eared gymnure *Otohylomys megalotis*. Individual vibrissae are marked with the points, vibrissae of upper and lower lips – with continuous grey stripe on the lips. Designations: an – *Vibrissae angulares*; at – *V. antebrachiales*; ca – *V. carpales*; ge – *V. genales*; ir – *V. interramales*; li – *V. labiales inferior;* ls – *V. labiales superior;* mc – *V. mystaciales*; md – *V. mandibulares;* na – *V. nasales*; sm – *V. submentales*; so – *V. supraorbitales*. *1, 2, 3, 4, 5* – the numbering of the longitudinal rows of vibrissae of whiskers; *a, b, c, d* – vibrissae topography in a row.

Носовые вибриссы (*V. nasales*) расположены снаружи от ноздри на боковой поверхности хоботка. Они образуют два ряда и спускаются вдоль ноздри, укорачиваясь книзу. Верхний ряд носовых вибрисс начинается на уровне передних вибрисс первого–третьего рядов усов, отделяясь от них промежутком (Рис. 2). Длина носовых вибрисс уменьшается сверху вниз от 6 до 2 мм. Далее ряды носовых вибрисс длиной около 2–4 мм тянутся назад по боковой поверхности хоботка, сближаясь с верхнегубными вибриссами (*V. labiales superior*). Возле ноздри носовые вибриссы образуют дугу. Всего в этой группе примерно девять пар мелких вибрисс, идентифицируемых с трудом.

Усы (*V. mystaciales*). У большеухой гимнуры в этой группе выделены пять рядов вибрисс (Рис. 2), расположенных типично для насекомоядных (Куликов [Kulikov] 2011). Значительная часть боковой стороны морды от кончика носа занята сумками вибрисс усов. Корневые сумки этих вибрисс образуют своеобразные «подушки» под кожей, из которых выходят стержни вибрисс, образуя упорядоченные параллельные ряды по направлению к кончику носа. Спереди они расположены более плотно (расстояние между самыми мелкими вибриссами не превышает 1 мм). Первый ряд из шести вибрисс проходит дугой по спинке носа к ноздре. Второй и последующие ряды расположены вентральнее, параллельно на боковой поверхности морды. Ряды вибрисс относительно прямые. Задние вибриссы в продольных рядах (*a*) – самые длинные и, отогнутые назад, заходят за кончик ушной раковины. Вибриссы соседних рядов чередуются (т.е. расположены в шахматном порядке): вибрисса *a* второго ряда сдвинута назад относительно вибриссы *a* первого ряда на расстояние, равное половине промежутка между этими

вибриссами (примерно на 1 мм). То же наблюдается и у вибрисс третьего ряда относительно вибрисс второго ряда. Однако вибриссы четвертого ряда смещены вперед относительно вибрисс третьего ряда, как и вибриссы пятого ряда – относительно вибрисс четвертого ряда, также на расстояние, равное половине расстояния между вибриссами ряда. Таким образом, вибрисса 3*a* служит вершиной направленного назад угла, образованного вибриссами вертикального ряда *a*. Количество и длина вибрисс в горизонтальных рядах варьируют (Табл. 2). Длина вибрисс в ряду уменьшается в назальном направлении, и передние вибриссы сближаются с носовыми и верхнегубными.

Верхнегубные вибриссы (*V. labiales superior*) находятся вентральнее предыдущих на верхней губе. Их верхний ряд ниже пятого ряда усов, тянется параллельно краю губы и состоит из нескольких, иногда частично пигментированных, вибрисс длиной до 5 мм. Ниже этого ряда несколько параллельных ему рядов состоят из вибрисс длиной 1–3 мм.

Несколько рядов бесцветных нижнегубных вибрисс (*V. labiales inferior*) тянутся по краю нижней губы. Длина этих вибрисс не превышает 3 мм.

Подбородочные вибриссы (*V. submentales*) расположены ниже нижнегубных вибрисс на конце «подбородка». Они образуют дугу вершиной вперед – поперечный ряд из семи вибрисс, симметрично расположенных по обеим сторонам на нижней челюсти. Длина трех средних равна 2 мм, крайних задних – до 5 мм.

Одиночная надглазничная вибрисса (*V. supraorbitales*) длиной 21 мм имеется над серединой глаза.

Щёчные вибриссы (*V. genales*) хорошо заметны на боковой поверхности головы ниже скуловой дуги между углом рта и ухом каудальнее заднего края глаза. Они образуют вертикальный ряд из двух вибрисс длиной 14 (верхняя) и 11 мм (нижняя).

Единственная угловая вибрисса (*V. angulares)* длиной 13 мм обнаружена за задним краем глаза на уровне угла рта.

Нижнечелюстные вибриссы (*V. mandibulares*) расположены по краю нижней челюсти вентральнее нижнегубных и каудальнее подбородочных вибрисс. Это – ряд из четырех вибрисс, направленных вниз. Длина вибрисс в ряду увеличивается спереди назад от 5 до 10 мм.

Шейные вибриссы (*V. interramales*) отмечены каудальнее нижнечелюстных вибрисс посередине шеи на уровне углов рта. Они образуют поперечный ряд из двух вибрисс длиной 13 мм.

Предплечевая вибрисса (*V. antebrachiales*) длиной 12 мм, направленная вперед и в сторону, обнаружена на середине наружной части предплечья.

Запястные вибриссы (*V. carpales*) расположены немного выше запястья на дистальном конце наружной части предплечья, направлены вниз и в сторону. Длина нижней из них – 6 мм, верхней – 11 мм.

Микроструктура вибрисс и волос. Вибриссы разных групп различаются по длине и толщине. Так, самые длинные вибриссы (Табл. 2) – задние в третьем ряду группы усов, достигают при основании толщины 125 µm. Гранна выражена слабо, здесь стержень вибриссы утолщается до 135 µm, а затем постепенно истончается до 4–5 µm и заканчивается острым конусом. Основу стержня вибриссы составляет плотная кора, степень пигментации которой очень высока по всему стержню. В основании и вершине пигментация слабее, а сердцевинный тяж, ширина и конфигурация которого меняются вдоль стержня, окружен плотными скоплениями пигментных гранул. Из-за интенсивной пигментации сердцевина в вибриссах часто не просматривается, однако в обесцвеченном гидроперитом стержне сердцевина хорошо видна и занимает в средней части вибриссы до 27% диаметра стержня (Рис. 3А). Когда толщина стержня уменьшается до 102 µm, а сердцевины – до 18 µm, что составляет 18.2%, в ней появляются перехваты шириной 9 µm. На расстоянии примерно 1/4 от кончика стержня, когда его толщина достигает 54 µm, а сердцевины – 5 µm, она постепенно исчезает.

При просмотре в СЭМ стержень вибриссы цилиндрический, но незначительно уплощенный в середине (Рис. 3А, В, С). Встречаются вибриссы с сильно потертой вентральной стороной.

Орнамент кутикулы в целом сходен у волос разных категорий. Он сильно меняется по длине стержня. Чешуйки кутикулы в тонком основании волос загривка и груди крупные, с неглубокими продольными складками, высокие (10–15 µm), каждая полностью оборачивает стержень (кольцевидный тип орнамента). Свободный край чешуек обломан, но сглажен (Рис. 4А). Выше по стержню в переходной зоне чешуйки высотой 20–30 µm вы-

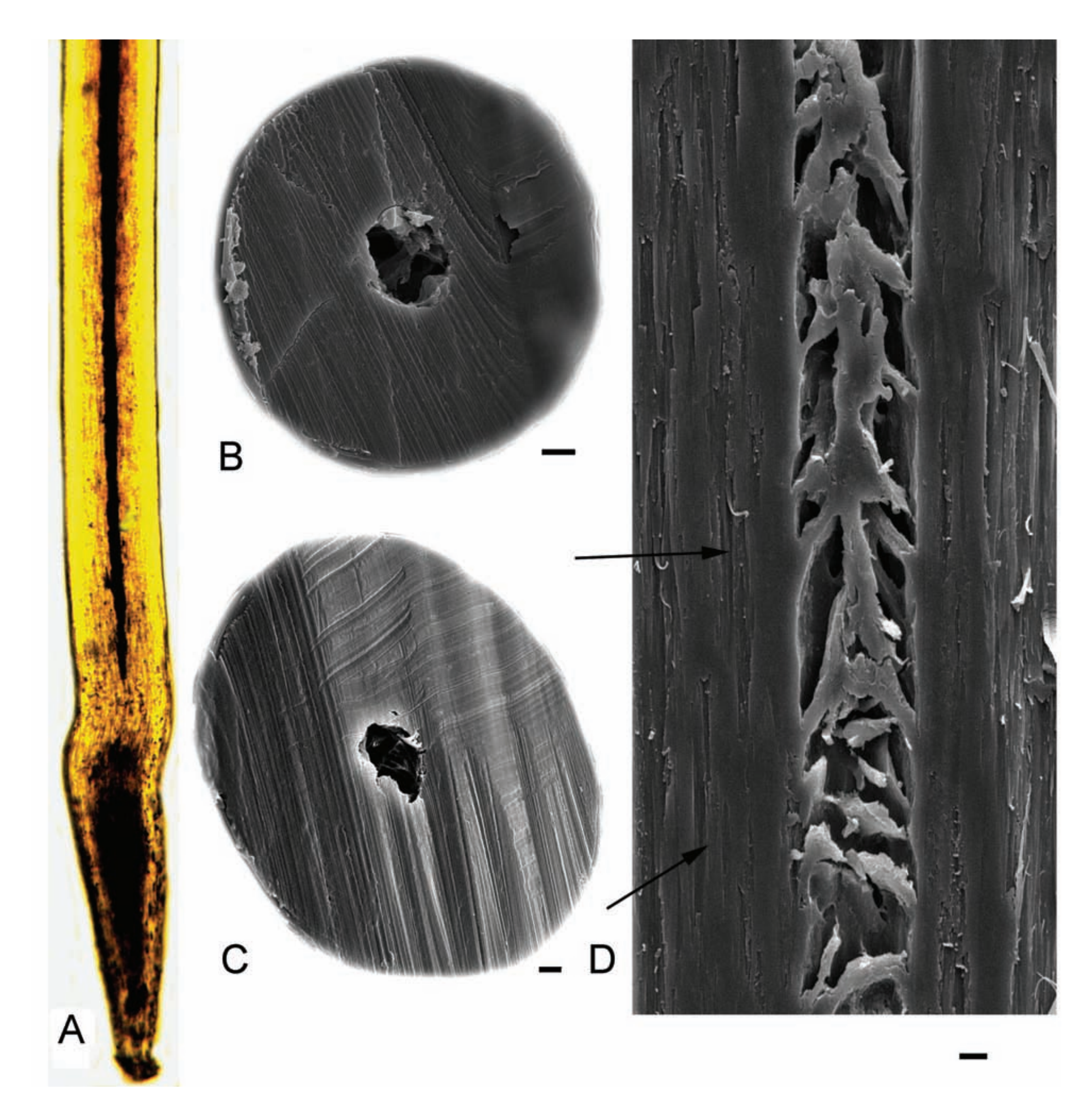

Рис. 3. Микроструктура вибриссы 3а из группы усов взрослого самца № 1 большеухой гимнуры *Otohylomys megalotis*: А – корень стержня вибриссы, обесцвеченной гидропиритом; В – трансверсальный срез основания вибриссы; С – то же в середине стержня; D – сагиттальный срез середины стержня. Щели коры обозначены *стрелками*. А – микрофото, объектив ×16; В–D – СЭМ. Масштабная линейка = 10 μm.

Fig. 3. Microstructure of the vibrissa 3a of whiskers of an adult male No. 1 of the long-eared gymnure *Otohylomys megalotis*: A – a root of vibrissa shaft, discolored by hydrogen peroxide; B – a transversal section of the shaft' s base; C – the same of the shaft"s middle; D – a sagittal section of the shaft's middle. Cortex slits are indicated by arrows. A – microphoto, objective × 16; B – D – SEM. Scale bar = 10 μm.

Таблица 2. Число *Vibrissae mystaciales* в продольных рядах и максимальная длина вибрисс поперечного ряда *a*.

Table 2. Number of *Vibrissae mystaciales* in longitudinal rows and maximum length of vibrissae of the transversal row *a*.

Номер ряда (Row number)	Число вибрисс в ряду (Number of vibrissae in a row)	Максимальная длина самой длинной вибриссы в ряду (Maximum of longest vibrissa length), mm, *n* = 6		
		M ± m	Lim	± σ
1	6	25/6 ± 0/4	24–27	1.03
2	7	29/7 ± 0/7	28–32	1.63
3	9	42.8 ± 0.5	41–44	1.17
4	8	27.5 ± 0.4	26–29	1.05
5	6	23.7 ± 0.4	22–25	1.03

**Примечание:* *n* – количество промеров для каждого ряда; M ± m – средняя арифметическая простая с ошибкой средней арифметической; Lim – лимиты параметра; ± σ – среднее квадратическое отклонение.

**Note*: *n* – number of measurements for each row; M ± m is the arithmetic mean of a simple error arithmetic mean; Lim – limit parameter; ± σ is the standard deviation.

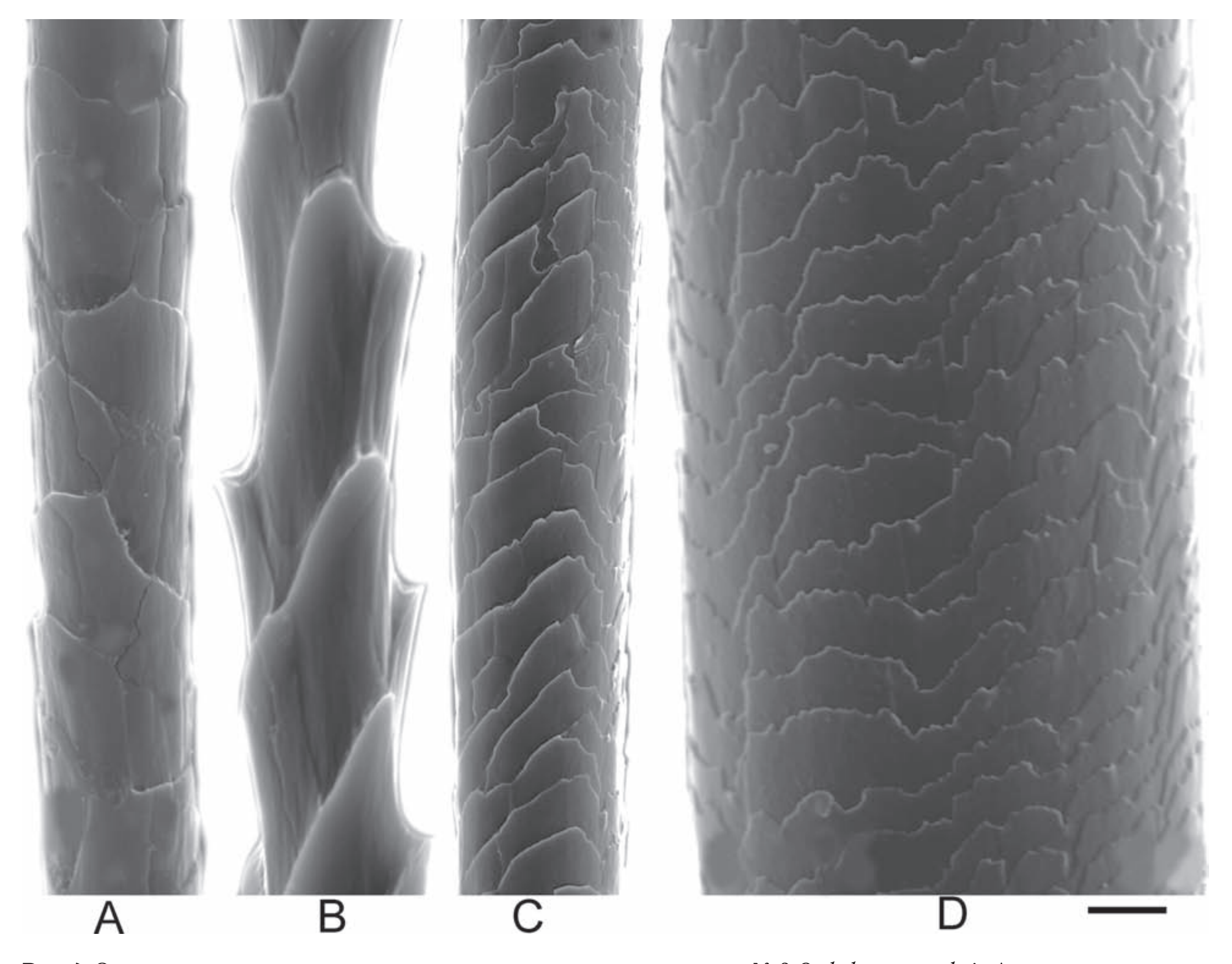

Рис. 4. Орнамент кутикулы направляющего волоса загривка взрослого самца № 2 *Otohylomys megalotis*: A – основание стержня; B – выше основания стержня; C – перед гранной; D – гранна. СЭМ. Масштабная линейка = 10 μm.

Fig. 4. Cuticular ornament of a lead hair from wiskers of the *Otohylomys megalotis* adult male No. 2: A – a shaft's base; B – above a shaft's base; C – before a granna; D – a granna. SEM. Scale bar = 10 μm.

тянуты вдоль стержня (Рис. 4B). Они утолщены и отодвинуты от стержня за счет выростов коры, имеют сложную конфигурацию (чешуйка снабжена крупной и длинной лопастью) и поверхность со слабо выраженной ребристостью. Поперечные срезы этого участка приобретают вид «шестеренки» не только за счет отходящих от стержня толстых чешуек кутикулы, но и зубчатых выростов коры (Рис. 5A). Перед гранной в месте сужения стержня чешуйки кольцевидной кутикулы приобретают обычную лентовидную форму, их высота не превышает 10 μm, а свободная поверхность сильно изрезана (Рис. 4C). В гранне уплощенные (высотой 5–10 μm) чешуйки сильно вытянуты поперек стержня (Рис. 4D).

Орнамент кутикулы вибриссы не изменяется по длине стержня: кутикула ленточная, кольцевидная. Чешуйки кутикулы более высокие (до 10 μm) в основании и низкие (5–8 μm) в середине стержня, свободный край сильно изрезан.

Корковый слой волос и вибрисс плотный, однородный, с многочисленными продольными щелями (Рис. 3D; 5B, *указаны стрелками*). В волосах в нем видны вкрапления мелких (диаметром до 6 μm) округлых пигментных гранул, но у вибрисс гранулы в коре отсутствуют.

Сердцевина развита умеренно у направляющих волос (Табл. 1) и вибрисс (не более 27% толщины стержня). Волосы других категорий снабжены хорошо развитой сердцевиной, которая у более тонких волос занимает почти весь стержень (Табл. 1). Сердцевинный канал волоса и вибриссы тянется по центру стержня. В разных участках стержня волоса его конфигурация изменяется от округлой до овальной (Рис. 5A), а у вибрисс всегда имеет неправильную конфигурацию, что заметно на трансверсальных срезах (Рис. 3B, C). По строению сердцевина волос всех категорий лестничная однорядная – диски-перегородки лежат в один ряд (Рис. 5C; 6A), за исключением гранны направляющих волос, в которой сердцевина лестничная двурядная, с чередующимися дисками-перегородками, каждая из которых наполовину закрывает сердцевинный канал (Рис. 5B; 6B). Толщина дисков варьирует в разных участках стержня от 10 до 20 μm, а в области сужения стержня – до 18–25 μm. Диски заполнены крупными овальными пигментными гранулами, диаметр которых изменяется от 3 до 7 μm (Рис. 5A, *указаны стрелками*). В остевых волосах об-

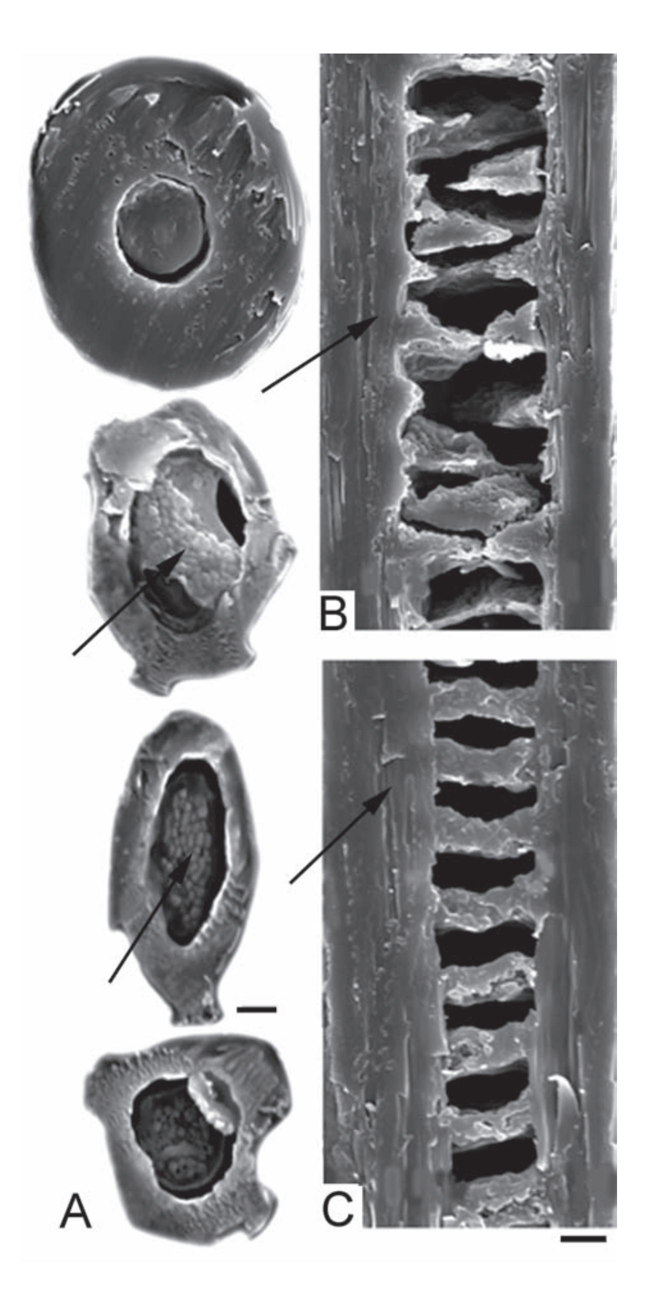

Рис. 5. Трансверсальные (A) и сагиттальные (B) срезы остевых волос загривка взрослого самца № 3 *Otohylomys megalotis*: A – снизу-вверх – от основания к середине стержня. Пигментные гранулы в дисках сердцевины указаны *стрелками*; B – двурядная сердцевина; C – однорядная сердцевина. Щели коры указаны *стрелками*. СЭМ. Масштабная линейка = 10 μm.

Fig. 5. Transversal (A) and sagittal (B) sections of guard hairs from withers of the *Otohylomys megalotis* adult male No. 3: A – bottom-up – from base to middle of the shaft. Pigment granules in medulla are indicated by arrows; B – the two-row (biserial) ladder medulla; C – the one-row (uniserial) ladder medulla. Cortex slits are indicated by arrows. SEM. Scale bar = 10 μm.

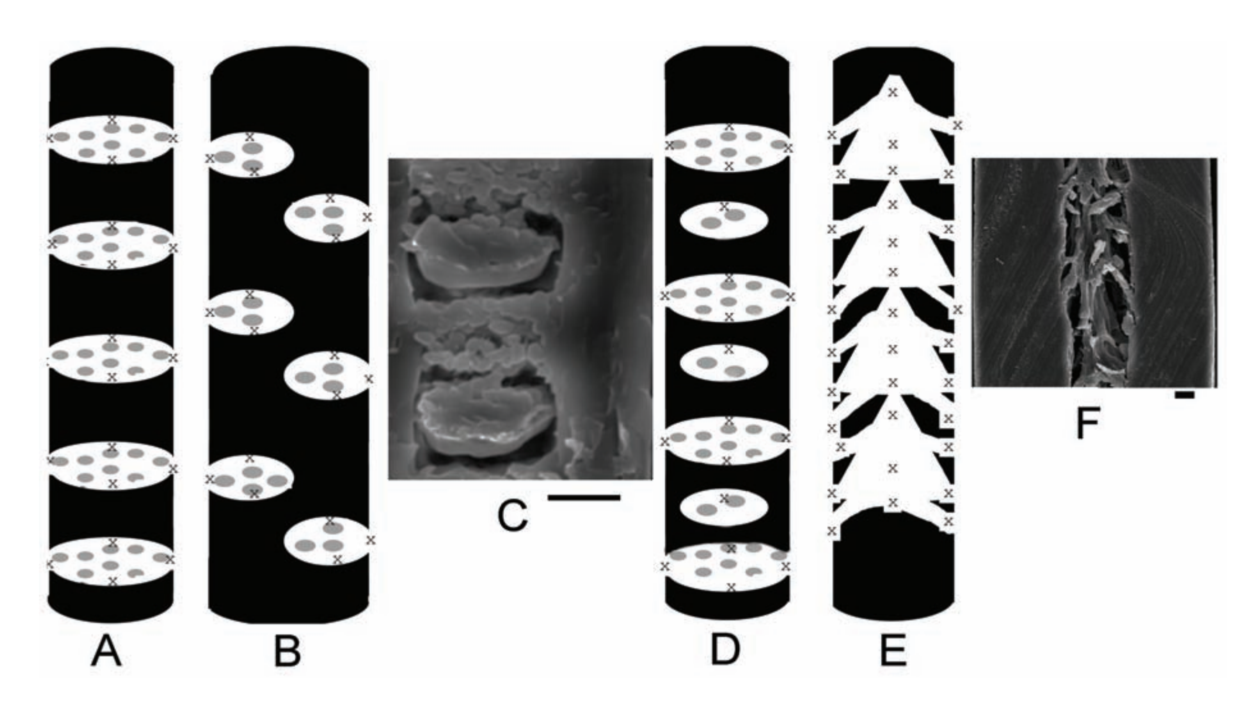

Рис. 6. Механический дизайн сердцевины волос (A–D) и вибрисс (E, F) *Otohylomys megalotis*: A – однорядная лестничная сердцевина основания стержня; B – двурядная лестничная сердцевина гранны стержня; C – крестообразно перекрывающиеся диски сердцевины на сагиттальном срезе основания стержня. СЭМ; D – то же, схематически; E – схема расположения пирамидальных структур сердцевинного канала вибриссы; F – то же в СЭМ. Знаком «*x*» обозначены места крепления дисков и пирамид к стенкам сердцевинного канала. *Белой заливкой* обозначены диски и пирамиды сердцевины; *серой* – гранулы пигмента; *черной* – инертный воздух. Масштабная линейка = 10 μm.

Fig. 6. Mechanical design of hair's (A–D) and vibrissae (E, F) medulla of *Otohylomys megalotis*: A – the one-row (uniserial) ladder medulla of the shaft's base; B – the two-row (biserial) ladder medulla of the shaft's granna; C – the crosswise overlapping discs of medulla at a sagittal section of the shaft's base. SEM; D – the same schematically; E – pyramidal structures inside medullar canal of a vibrissa, schematically; F – the same in SEM. «*x*» indicates places of fastening of discs and pyramids to walls of a medullar canal. Wight fill shows medullar discs and pyramids; grey fill – pigment granules; black fill – inert air. Scale bar = 10 μm.

Таблица 3. Особенности вибрисс гимнур *Otohylomys megalotis*, *Hylomys suillus* и *Neotetracus sinensis*.

Table 3. Peculiarities of vibrissae of gymnures *Otohylomys megalotis, Hylomys suillus* and *Neotetracus sinensis*.

Группа вибрисс (Group of vibrissae)	Число рядов вибрисс / число вибрисс в ряду /длина (мах, мм) вибрисс в группе (на одной стороне тела) (Number of rows of vibrissae / number of vibrissae in a row / length (max, мм) of a vibrissa in a group (on the one side of a body))		
	O. megalotis	*H. suillus*	*N. sinensis*
Vibrissae nasales	2/ 9/ 6	1/ 6/ 3	1/ 3/ 3
V. mystaciales	5/ 6–9/ 44	5/ 4–6/ 35	5/ 4–6/ 37
V. labiales superior	4–5/ 10–12/ 5	4–5/ 10–12/ 1.5	4–5/ 10–12/ 2
V. l. inferior	3–4/ 10–12/ 3	3–4/ 10–12/ 1.5	3–4/ 10–12/ 1.5
V. submentales	1/ 7/ 5	1/ 5/ 5	1/ 7/ 5
V. supraorbitales	0/ 1/ 21	0/ 1/ 15	0/ 1/ 19
V. genales	1/ 2/ 14	0/ 1/ 12	0/ 1/ 20
V. angulares	0/ 1/ 13	0/ 1/ 12	0/ 1/ 13
V. mandibulares	1/ 4/ 10	1/ 4/ 10	1/ 2/ 10
V. interramales	1/ 2/ 13	1/ 2/ 12	1/ 2/ 13
V. antebrachiales	0/ 1/ 12	0/ 1/ 10	0/ 1/ 7
V. carpales	1/ 2/ 11	1/ 2/ 6	1/ 2/ 6

наружена своеобразная двурядная сердцевина: в сердцевинном канале диски располагаются в горизонтальных параллельных плоскостях, крестообразно перекрывая друг друга (Рис. 6C; 6D).

У вибрисс сердцевина носит черты специализации. Она состоит из продольного ряда пирамидальных образований (Рис. 3D; 6E, F). Основание «пирамид» расширенное, с несколькими тяжами, крепящимися к стенке канала. Удалось промерить «пирамиду»: высота – 40–45 μm; ширина основания – 25–30 μm, толщина боковых тяжей – 10–12 μm. Вершина нижележащей «пирамиды» упирается в основание «пирамиды», лежащей выше. Пигментные гранулы здесь не обнаружены.

ОБСУЖДЕНИЕ

Степень дифференциации, конфигурация и микроструктура волос большеухой гимнуры *Otohylomys megalotis* в целом сходны с ранее описанными нами у малой *Hylomys suillus* и китайской *Neotetracus sinensis* гимнур (Чернова и др. [Chernova et al.] 2012). У этих видов редкие толстые направляющие волосы вместе с остью I образуют кроющий защитный ярус над более короткими остевыми волосами. Наиболее длинная шерсть, судя по длине направляющих и ости I загривка (соответственно до 17 и 15 мм), характерна для большеухой гимнуры. Более короткие волосы – у китайской гимнуры (11 и 7 мм), а еще короче они – у малой гимнуры (всего 6 и 5 мм). Объяснить эти различия можно, очевидно, биотопическими условиями обитания этих видов. Китайская и малая гимнуры обитают в лесных биотопах различного типа, тогда как большеухая гимнура известна лишь из карстового района, где условия обитания могут сильно различаться, а температура в карстовых полостях заведомо ниже.

Зигзагообразные остевые волосы, имеющие до трех сужений и поворотов стержня, характерны для всех трех исследованных нами видов гимнур и образуют основную массу волосяного покрова. Зигзагообразная конфигурация стержня волос известна также у землеройковых Soricidae (Соколов [Sokolov] 1973; Dannelid 1986). Функциональное значение таких волос пока не ясно. Возможно, эти изгибы стержня при отсутствии пуховых волос способствуют сохранению воздушной термоизоляционной прослойки в волосяном покрове. Вероятно, этими же причинами можно объяснить структуру яруса шерсти, непосредственно прилегающего к поверхности кожи у *Otohylomys megalotis*. Поскольку основания волос имеют характерное волнообразное искривление («волну»), они смыкаются так, что над самой поверхностью кожи образуется практически замкнутое пространство со слоем воздуха высотой примерно 0.5 мм. Возможно, именно такой механизм смыкания оснований остевых волос способствует улучшению термоизоляционных свойств волосяного покрова и объясняет отсутствие пуховых волос у этого вида. Хорошие прочностные свойства направляющих волос обеспечиваются утолщением коркового слоя.

Сердцевина в гранне становится двурядной, что отличает направляющие волосы от волос других категорий, где сердцевина всегда однорядная, но при этом хорошо развита. Это свидетельствует об отменных термоизоляционных свойствах волос. Надо отметить, что обычно у млекопитающих более тонкие пуховые волосы содержат слабее развитую (до фрагментарной) сердцевину. У большеухой гимнуры, напротив, по мере истончения волос (от толстых направляющих до тонких остей III) степень развития сердцевины возрастает (Табл. 1). Своеобразная сердцевина, состоящая из округлых гранул, заполняющих сердцевинный канал, обнаруженная нами у китайской гимнуры в местах сужения стержня (см. Чернова и др. [Chernova et al.] 2012: рис. 4б), у большеухой и малой гимнур не найдена.

Сравнение строения сердцевины позволило выявить у большеуховой гимнуры ту же, обнаруженную нами ранее в вибриссах китайской гимнуры (Чернова и Куликов [Chernova and Kulikov] 2011), особенность сердцевинных структур, обеспечивающую жесткость их стержней (Рис. 3D; 6E, F). Причем такие продольные пирамидальные перегородки не содержат пигментных гранул, которые обычны и многочисленны в сердцевине волос у других видов млекопитающих.

Нами обнаружен еще один вариант строения и взаимного расположения дисков сердцевины волос, ранее не известный у млекопитающих. У большеухой гимнуры в тонких основаниях остевых волос соседние чередующиеся перегородки-диски сердцевины располагаются в двух взаимно перпендикулярных горизонтальных плоскостях, образуя пространственную крестовидную структуру (Рис. 6C, D). Возможно, такое строение

улучшает прочностные свойства тонких участков волоса, поскольку, на наш взгляд: 1) перегородки достаточно плотные и не так сильно разрыхлены гранулами пигмента, как обычные диски волос; 2) они гораздо прочнее крепятся к стенкам сердцевинного канала, чем обычные диски (см. Рис. 6A, B и D).

Орнамент кутикулы наиболее своеобразен в переходном участке между основанием и верхней половиной стержня волоса. У большеухой гимнуры он сходен с таковым у *Hylomys suillus* и *Neotetracus sinensis* (Чернова и др. [Chernova et al.] 2012), что позволяет считать этот характерный шишковидный орнамент диагностическим признаком группы мелких гимнур (триб Hylomyini и Otohylomyini в семействе Galericidae). Причем у *Neotetracus* выше по стержню остевого волоса этот орнамент развит сильнее и более сходен с орнаментом основания волос других видов насекомоядных (Talpidae, Tenrecidae, Chrisochloridae, Soricidae, Macroscelididae), а также некоторых хищных, в частности из семейства Mustelidae и представителей сумчатых (Чернова и Целикова [Chernova and Tselikova] 2004). По-видимому, такое сходство возникает в силу сходных адаптаций волосяного покрова к условиям обитания. Вопрос о том, объясняется ли это оно филогенетическими связями этих таксонов, еще ждет своего решения.

Морфология вибрисс большеухой гимнуры в общем сходна с таковой у малой и китайской гимнур, однако вибриссы некоторых групп у *O. megalotis* длиннее, а их количество в группе больше. Так, вибриссы усов достигают 44 мм, а у малой и китайской гимнуры – 35 и 37 мм соответственно (Табл. 3). Более сильное развитие вибриссного аппарата отмечается и у полевок, живущих в горных карстовых местообитаниях, в сравнении с равнинными видами (Kratochvil 1968). Следует отметить, что хоботок и группа носовых вибрисс у большеухой гимнуры развиты сильнее, чем у других изученных нами видов гимнур. У нее хоботок длиннее, и носовых вибрисс гораздо больше, и они длиннее. По-видимому, эти различия указывают на более важную роль осязания в ориентировании большеухой гимнуры. Хорошо развитый вибриссный аппарат и длинный хоботок служат ей важным органом ориентирования, эффективным в сложном рельефе карстовых местообитаний.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами сравнительно-морфологическое исследование выявило несколько основных черт строения волосяного покрова большеухой гимнуры.

1. Слабая степень дифференциации волосяного покрова и микроструктура волос и вибрисс *Otohylomys megalotis* сходны с таковыми у *Hylomys suillus* и *Neotetracus sinensis*. Имеются копьевидные направляющие и зигзагообразные ости трех порядков, пуховые волосы отсутствуют. Наиболее длинные волосы – у *O. megalotis*.

2. У *O. megalotis* тонкие извитые (одна волна) основания волос, не содержащие пигмента и сердцевины, способствуют формированию слоя воздуха у поверхности кожи, что, очевидно, улучшает термоизоляционные свойства волосяного покрова при отсутствии пуховых волос.

3. Судя по микроструктуре, прочность кутикулы волос *O. megalotis* наибольшая в истонченных участках стержня (в его основании и перегибах) за счет утолщения чешуек кутикулы и особенностей соединения кутикулы и коры в этих местах. Шишковидный орнамент кутикулы на участке стержня выше его основания характерен для всех трех видов гимнур и напоминает таковой у некоторых других насекомоядных, а также сумчатых и хищных, что, возможно, отражает сходные адаптации волосяного покрова их волосяного покрова к условиям обитания.

4. Степень развития сердцевины в остевых волосах разных категорий у *O. megalotis* необычно высока, что свидетельствует о хороших термоизоляционных свойствах волосяного покрова.

5. У *O. megalotis* обнаружены четыре варианта микроструктуры сердцевины волос и вибрисс, которые отличаются не только пространственным размещением и конфигурацией внутренних перегородок, но и способами их крепления к стенкам сердцевинного канала. Первые два известны и у других видов млекопитающих – одно- и двурядная лестничная сердцевина в волосах. Третий вариант (крестообразная сердцевина) описан впервые в волосяном покрове млекопитающих. Четвертый вариант обнаружен в вибриссах и представляет собой сердцевину из тянущегося по стержню ряда пирамидальных образований. Он обеспечивает вибриссе наибольшую жесткость, что связано с ее функциональной специализацией в качестве проводника механических стимулов.

6. Удлиненный хоботок с хорошо развитыми носовыми вибриссами и другие длинные вибриссы морды, шеи, запястья и предплечья служат *O. megalotis* для более эффективного ориентирования в сложном рельефе карстовых местообитаний.

ЛИТЕРАТУРА

Bannikova A.A., Lebedev V.S., Abramov A.V. and Rozhnov V.V. 2014. Contrasting evolutionary history of hedgehogs and gymnures (Mammalia: Erinaceomorpha) as inferred from a multigene study. *Biological Journal of the Linnean Society*, **112**: 499–519.

Bannikova A.A., Labedev V.S., Abramov A.V. and Rozhnov V.V. 2011. New gymnure genus (Erinaceidae, Galericinae) – multigennic justification. Proceeding of International Conference «Teriofauna of Russia and adjacent territories» (IX Congress of the Teriological Society of RAS). КМК, Moscow: 40. [In Russian].

Bochkov A.V., Abramov A.V. and Hugot J.-P. 2011. Five new species of fur mites (Acariformes: Sarcoptoidea) from small mammals in Laos. *Zootaxa,* **2980**: 1–22.

Chernova O.F. and Kulikov V.F. 2011. Structural differences between the shafts of mammalian vibrissae and hairs and their causes. *Doklady Biological Sciences*, **438**: 182–185.

Chernova O.F. and Tselikova T.N. 2004. Atlas of the mammal hairs. The thin structure of guard hairs and spines in a scanning electron microscope. КМК, Moscow, 429 p. [In Russian].

Chernova O.F., Kulikov V.F., Schinov A.V. and Rozhnov V.V. 2012. Structural peculiarities of the hair of Chinese (*Neotetracus sinensis*) and minor (*Hylomys suillus*) gymnures (Insectivora, Erinaceomorpha, Erinaceidae). *Zoologicheskiy zhurnal,* **91**: 980–993. [In Russian].

Dannelid E. 1986. Observation of H-profile in lead hairs of shrews (Mammalia, Soricidae). *Zeischrift für Säugetierkunde*, **51:** 188–190.

Jenkins P.D., Kilpatrick C.W., Robinson M.F. and Timmins R.J. 2005. Morphological and molecular investigations of a new family, genus and species of rodent (Mammalia: Rodentia: Hystricognatha) from Lao PDR. *Systematics and Biodiversity,* **2**: 419–454.

Jenkins P.D. and Robinson M.F. 2002. Another variation on the gymnure theme: description of a new species of *Hylomys* (Lipotyphla, Erinaceidae, Galericinae). *Bulletin of the National History Museum of London*, **68:** 1–11.

Kratochvil J. 1968. Das Vibrissenfeld der europäischen Arten den Gattung *Apodemus* Kaup 1829. *Zoological Listy*, **17:** 183–209.

Kulikov V.F. 2011. New group of vibrissae of insectivores (Mammalia, Insectivora) and its role in orientation. *Doklady Academii Nauk*, **438**: 134–137. [In Russian].

Kulikov V.F. 2013. Structure of tactile organs of Russian Desman (*Desmana moshata* L., 1758) and their role in orientation. *Doklady Academii Nauk*, **449:** 487–490. [In Russian].

Kulikov V.F. and Rutovsckaya M.V. 2013. Some peculiarities of structure of sense organs and orientation of Russian Desman (*Desmana moschata* L., 1758). *Sensornye Systemy.* **27:** 238–245. [In Russian].

Musser G.G., Smith A.L., Robinson M.F. and Lunde D.P. 2005. Description of a new genus and species of rodent (Murinae, Muridae, Rodentia) from the Khammouan Limestone National Biodiversity Conservation Area in Lao PDR. *American Museum Novitates*, **3497**: 1–31.

Sokolov V.E. 1973. Mammal skin. Nauka, Moscow, 487 p. [In Russian].

Sokolov V.E. and Kulikov V.F. 1976. Function of vibrissae of some rodents. *Zoologicheskiy Zhurnal.* **55**: 1506–1514. [In Russian].

Sokolov V.E., Skurat L.N., Stepanova L.V. and Shabadash S.A. 1988. Studies of mammal skin. Nauka, Moscow, 280 p. [In Russian].

Представлена 26 января 2015; принята 31 августа 2015.